Organisation und Aufbau der Armwirbel von Onychaster.

Von
Friedrich Schöndorf in Hannover.

Mit Tafel VI.

Das Genus Onychaster, von dem man bisher nur eine einzige Art aus dem amerikanischen Carbon, Onychaster flexilis Meek & Worthen, kennt, ist bereits mehrfach der Gegenstand von Untersuchungen über paläozoische Schlangensterne gewesen. Trotzdem ist die Organisation dieses Genus noch keineswegs klargestellt und auch der Aufbau seiner Armwirbel, wie aus den Abbildungen ersichtlich, in vieler Beziehung nicht richtig erkannt oder dargestellt worden. Insbesondere ist die Lage des Wassergefässsystems, das in der Organisation der gesamten Echinodermen eine Hauptrolle einnimmt, bisher stets falsch angegeben worden. Während alle übrigen paläozoischen »Ophiuren«, d. h. die Formen, die man bisher zu ihnen stellen zu müssen glaubte, unverbundene Armwirbel besitzen, die mehr an die der Asteriden als die der Ophiuriden erinnern, besitzt Onychaster flexilis und eine zweite Form aus dem englischen Silur Eucladia Johnsoni normale Wirbel, d. h. die beiden Ambulacra (Wirbelhälften) sind wie bei den lebenden Ophiuren zu einem einheitlichen rundlichen Armwirbel verschmolzen. Wenn nun in dieser Beziehung, abgesehen von kleineren speziellen Abweichungen, schon eine ziemliche Übereinstimmung mit den jüngeren Ophiuren zu bestehen scheint, so entfernen sich diese beiden paläozoischen Typen durch besondere Merkmale doch wiederum weiter von den mesozoischen und jüngeren Schlangensternen. Immerhin sind die Abweichungen wenigstens bei Onychaster nicht so gross, wie man bisher annahm, da man weder Dorsal-, noch Ventral-, noch Seitenplatten an diesem Genus hatte nachweisen können, obwohl dieselben z. T. sehr gut zu beobachten sind.

Die folgenden Untersuchungen erstrecken sich nur auf drei Exemplare von Onychaster flexilis, die mir zuerst von Herrn Dr. Drevermann aus dem Senckenbergschen Museum zu Frankfurt a. M., später von Herrn Geheimrat Branca aus dem Museum für Naturkunde zu Berlin zugesandt wurden, wofür ich an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausspreche. Namentlich das kleine, für eine eingehendere Präparation nicht geeignete Exemplar der Frankfurter Sammlung, das ich bereits vor mehr als Jahresfrist untersuchen konnte, liess sehr gut die bisher unbekannte Ventralseite beobachten. Von den beiden Berliner Exemplaren war nur das grössere Stück einer tieferen Präparation zugänglich und wurde frei aus dem Gestein losgelöst. Es bot Gelegenheit, die Armwirbel und das Mundskelett von verschiedenen Seiten zu studieren, sodass die bisherigen Darstellungen ganz wesentlich verbessert werden konnten. Hinsichtlich der Lage und Beschaffenheit der Madreporenplatte gab keines der Stücke den gewünschten Aufschluss, sodass diese Feststellungen einer späteren Untersuchung geeigneterer Stücke vorbehalten bleiben müssen.

Hannover, Mineralog.-Geologisches Institut d. Kgl. Techn. Hochschule; Mai 1909.

Allgemeiner Habitus. Der allgemeine Habitus von Onychaster flexilis erinnert durchaus nicht an Ophiuren, zu welchen dieses Genus gerechnet wird, weil eines der bezeichnendsten Merkmale der meisten lebenden Ophiuren, der scharfe Gegensatz zwischen einer zentralen, in der Regel konvexen Körperscheibe und den freien Armen bei Onychaster nicht vorhanden ist. Nur die rundlichen Arme, die wie bei den lebenden Euryalen zentral dicht zusammenschliessen und ventralwärts eingerollt sind, und vor allem der Aufbau der Armwirbel sprechen für die Zurechnung zu den Schlangensternen. Die Körperscheibe ist, wie erwähnt, nur unvollkommen entwickelt, wenigstens nicht in der Weise von den Armen abgesetzt, wie es bei den meisten lebenden Ophiuren die Regel ist. Sie erscheint bei Onychaster eigentlich nicht als Scheibe, sondern nur als eine dorsale Aufwölbung des zentralen Teiles oberhalb der Basis der Arme. Die Arme sind nämlich nicht durch einen grösseren interradialen Zwischenraum, wodurch eben eine Scheibe zustande kommt, getrennt, sondern stossen winkelig zusammen, wie es auch bei den rezenten Euryalen der Fall ist. Oberhalb, d. h. dorsalwärts ihrer Verwachsungsstelle, wölbt sich die Körperscheibe empor. Anscheinend war dieselbe nicht von grösseren Skelettplatten, sondern nur von einer äusseren Haut bedeckt, innerhalb deren zahlreiche rundliche, flache Kalkkörperchen steckten, die auch auf den Armen massenhaft umherliegen. Die Arme sind einfach, unverzweigt und stets nach unten (ventralwärts) eingerollt, sodass ihre Unterseite für gewöhnlich nicht sichtbar ist. Im Querschnitt sind sie rundlich, höher als breit. Wie bei den lebenden Ophiuren, so enthalten sie auch bei Onychaster eine mediane Reihe scheibenförmiger Armwirbel, die durch komplizierte Gelenke mit einander artikulieren. Die Wirbel im proximalen und distalen Teile der Arme sind genau wie bei den lebenden Ophiuren verschieden. Die proximalen Wirbel sind viel kürzer als die distalen. Ihre mediane Partie ist bedeutend dicker als die lateralen, sodass die Seitenränder wie zwei Flügel seitlich heraustreten. Hierdurch bleibt zwischen den Flügeln je zweier hintereinander folgenden Armwirbel stets ein entsprechender Zwischenraum frei. Die distalen Wirbel dagegen schliessen

in ihrem ganzen Umriss fest zusammen, sodass es oft sehr schwer oder ganz unmöglich ist, am fossilen Materiale zu sagen, wo die Grenze des einen oder anderen Wirbels auf der Dorsalseite oder an der Seite des Armes liegt. Das Gleiche hat Ludwig von den Armwirbeln rezenter Ophiuren geschildert. Unsere bisherige Kenntnis der Armwirbel von Onychaster ist sehr gering und keineswegs in allen Punkten richtig. Da die Arme, wie erwähnt, meist ventralwärts eingerollt sind, ist es für gewöhnlich nicht möglich, die Wirbel von der Ventralseite zu präparieren, ohne den Arm zu zerstören. Aber selbst dann, wenn man der Wissenschaft zuliebe einen Arm oder ein Stück eines Armes der Nadel opfern will, ist es nicht leicht, einen einzelnen Wirbel frei herauszupräparieren. Die Wirbel halten nämlich ausserordentlich fest zusammen. Da sie ausnahmslos als Kalkspat erhalten sind, ist es sehr schwierig, Wirbel mit völlig intakten Flächen zu isolieren, da bei der geringsten Pressung oder einem Anstossen mit der Nadel der Kalkspat sofort zerspringt und man nur glänzende Spaltflächen erhält. Zudem ist das Gestein, in welchem Onychaster eingebettet ist, in trockenem Zustande ziemlich fest, sodass eher der Wirbel zerspringt, als dass er sich aus dem umhüllenden Gestein loslöste. Nur durch langwieriges Präparieren mit der Nadel unter fortwährender Benetzung des Gesteins mit Wasser gelang es, einige Artikulationsflächen freizulegen und so unsere bisherigen Darstellungen der Armwirbel wesentlich zu erweitern und zu berichtigen. Ehe wir jedoch die Armwirbel von Onychaster näher betrachten, müssen wir zunächst kurz die Armwirbel der lebenden Ophiuren besprechen. Denn nur an der Hand des besser erhaltenen und leichter zu übersehenden rezenten Materials lässt sich das fossile einigermafsen mit Sicherheit deuten.

Die Beschaffenheit der Armwirbel schildert Ludwig[1]) von Ophiarachna incrassata M. u. Tr. (vergl. Tafel VI, Fig. 1—5) in vortrefflicher Weise: Die Wirbel »sind hier wie bei allen anderen Ophiuren durch die Verwachsung je zweier in der Medianebene des Armes sich berührender Wirbelhälften entstanden. An den Wirbeln des basalen Abschnittes der Arme kann man die mediane Verwachsungslinie allerdings nicht mehr erkennen, wohl aber an den jüngeren nach der Armspitze hin gelegenen Wirbeln. Nur die beiden ersten Paare von Wirbelhälften

---

[1]) Ludwig, Hub., Beiträge z. Anatomie der Ophiuren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XXXI. Bd., pag. 348 f., Leipzig 1878.

haben . . . keine feste Verbindung miteinander eingegangen. Um uns die Form eines Wirbels klar zu machen, wollen wir einen aus dem proximalen Abschnitt des Armes, wie ihn Fig. 2 und 3 darstellen, etwas genauer betrachten. Wir unterscheiden an dem Wirbel eine dorsale, eine ventrale, zwei laterale, eine adorale und eine aborale Oberfläche. In ihrer Gesamtform sind die Wirbel des proximalen Armabschnittes scheibenförmig, ihr kurzer Durchmesser fällt in die Richtung der Längsachse des Armes, ihr grösserer Durchmesser in den Querschnitt des Armes. Weiter gegen das distale Ende des Armes wird dieses Verhältnis ein umgekehrtes. Der in der Richtung der Längsachse des Armes fallende Durchmesser der Wirbel ist dort bedeutend (zwei bis drei mal) länger als der in den Armquerschnitt fallende. Mit anderen Worten: die scheibenförmige Gestalt der Wirbel im proximalen Abschnitt der Arme geht im distalen Teil des Armes in eine gestreckte, zylindrische über.

Die scheibenförmigen Wirbel sind in ihrer Randpartie so dünn, dass dieselbe sich wie ein flügelförmiger Fortsatz des zentralen, die Gelenkhöcker und Gelenkgruben tragenden, dickeren Teiles ausnimmt. Die zylindrischen Wirbel der Armspitze entbehren einer solchen Flügelbildung, indem die adorale und aborale Fläche des Flügelfortsatzes der proximalen, scheibenförmigen Wirbel distalwärts immer mehr durch zwischengelagerte Skelettsubstanz auseinandergedrängt werden, bis sie die Endflächen des Zylinders bilden, dessen Form im allgemeinen die Wirbel des distalen Armabschnittes haben. Die flügelförmigen Fortsätze der proximalen Wirbel sind demnach nicht etwa besondere nur diesen Wirbeln zukommende Bildungen, sondern entstehen durch Zusammendrängung der Wirbel in der Richtung der Längsachse des Armes. Sie dienen ebenso wie die Endflächen der zylindrischen distalen Wirbel als Insertionsflächen für die oberen (dorsalen) und unteren (ventralen) Zwischenwirbelmuskel. An den scheibenförmigen Wirbeln (Fig. 2, 3) ist die flügelförmige Randpartie (c, c′, g) der adoralen und aboralen Fläche durch eine schräge Leiste in ein grösseres oberes Feld für die Insertion des oberen (dorsalen) Zwischenwirbelmuskels und ein kleineres unteres Feld für die Insertion des unteren (ventralen) Zwischenwirbelmuskels geschieden.

In der Mitte der adoralen wie der aboralen Oberfläche besitzt jeder Wirbel die Höcker und Gruben, die Gelenkverbindung mit dem vorhergehenden und mit dem nachfolgenden Wirbel. Im Umkreis

des Komplexes der Gelenkhöcker und Gelenkgruben inseriert sich die bindegewebige Gelenkkapsel. Die auf einander gleitenden Flächen zweier Wirbel sind an ihrem sich von dem matten Weiss der übrigen Skelettoberfläche lebhaft abhebenden spiegelblanken Emailglanz zu erkennen. Auf der adoralen sowohl als auch auf der aboralen Fläche eines jeden Wirbels lassen sich drei Gelenkhöcker und drei Gelenkgruben unterscheiden. Auf der adoralen Seite (Fig. 2) haben wir zwei laterale obere Gelenkgruben (a') und eine mediane untere Gelenkgrube (f'), ferner einen medianen oberen Gelenkhöcker (b') und zwei laterale untere Gelenkhöcker (d'). Auf der aboralen Seite (Fig. 3) haben wir umgekehrt zwei laterale obere Gelenkhöcker (a) und einen medianen unteren Gelenkhöcker (f), ferner eine mediane obere Gelenkgrube (b) und zwei laterale untere Gelenkgruben (d). Wie die Höcker und Gruben ineinandergreifen, wird man sich leicht vorstellen können, wenn man sich die in Fig. 2 und 3 abgebildeten Flächen einander zugekehrt denkt.

Dass sich in der Mittellinie der Wirbel, welche ja der Verwachsungslinie der beiden Wirbelhälften entspricht, ein unpaarer Gelenkhöcker sowie eine unpaare Gelenkgrube befinden, könnte Bedenken gegen eben jene Verwachsung hervorrufen. Bei genauerer Betrachtung jedoch schwindet dieses Bedenken, denn es ergibt sich, dass sowohl der mediane Gelenkhöcker der adoralen Seite als auch die entsprechenden medianen Gelenkgruben je zwei emailglänzende Gelenkflächen besitzen, die rechts und links von der Medianebene des Wirbels gelegen sind. . . . . Betrachten wir nun die Wirbel von ihrer ventralen Seite (Fig. 5), so sehen wir dort in der Medianebene des Armes eine Rinne, die Ventralrinne der Wirbel (r), eingesenkt, in deren Grunde jeder Wirbel rechts und links von der Mittellinie zwei Öffnungen besitzt. Diese Öffnungen führen in feine, die Wirbel durchbohrende Kanäle. Die adorale von diesen beiden Öffnungen (n) dient zur Aufnahme eines Nervenastes, welcher vom radiären Nervenstamm des Armes entspringt. Der den Nervenast aufnehmende Kanal verläuft im Innern des Wirbels im allgemeinen vertikal ansteigend, jedoch ein wenig schief, sodass die Stelle, an welcher er wieder an der Oberfläche des Wirbels anlangt, weiter von der Medianebene des Armes entfernt ist als die Eintrittsstelle des Kanals im Grunde der ventralen Rinne des Wirbels. Jene Austrittsstelle des Kanals im Grunde des Nervenastes aus dem Wirbel befindet sich an der adoralen Seite des letzteren und zwar dicht hinter und über dem lateralen unteren Gelenkhöcker; bei der Ansicht des

Wirbels genau von der Adoralseite wird sie infolgedessen nicht wahrnehmbar. . . . . .

Die aborale der jederseits in der Ventralrinne des Wirbels gelegenen beiden Öffnungen (Fig. 5h') nimmt den für das Füsschen der betreffenden Seite bestimmten Zweig des in der Ventralrinne gelegenen radiären Wassergefässes auf. Auch sein Verlauf im Wirbel ist ein wenig schief, sodass die Austrittsstelle (Fig. 4h) weiter von der Medianebene des Armes entfernt ist als die Eintrittsstelle. Jene Austrittsstelle liegt an der aboralen Seite des Wirbels hinter und seitlich von den lateralen oberen Gelenkhöckern der aboralen Seite. An dieser Stelle liegt also der zum Füsschen gehende Wassergefässzweig wieder frei, d. h. nicht mehr von der Skelettmasse des Wirbels, sondern nur noch von Weichteilen umgeben. Er verläuft dann der lateralen Seite des oberen lateralen Gelenkhöckers anliegend in einer gekrümmten Rinne eben dieses Gelenkhöckers (Fig. 4). Die genannte Rinne zieht anfänglich aboralwärts und zugleich ein wenig dorsalwärts aufsteigend, dann biegt sie um und verläuft nunmehr adoralwärts und zugleich ein wenig ventralwärts, sodass ihr Ende schliesslich fast senkrecht unter ihrem Beginn zu liegen kommt. Hier angekommen, tritt der Wassergefässzweig wieder in die Kalkmasse des Wirbels ein (Fig. 4i), um erst an der ventralen Seite im Grunde einer kreisförmig umrandeten Grube (Fig. 5l) wieder zum Vorschein zu kommen und sich dort in den Hohlraum des sich daselbst inserierenden Füsschens fortzusetzen.

Von dem nach der Medianebene des Armes hin gelegenen Teile der Umrandung der Füsschengrube zieht eine ganz seichte Rinne (Fig. 5n') schief (median- und adoralwärts) nach der Ventralrinne des Wirbels; sie ist für die Aufnahme des vom radiären Nerven kommenden und zum Füsschen tretenden Nervenzweiges bestimmt.

Der Rand des scheibenförmigen Wirbels dient der Insertion der Bandmassen, welche ihn mehr oder weniger fest mit dem Rückenschild, den Seitenschildern und dem Bauchschild verbinden. Ganz frei von solchen Bandverbindungen bleiben 1. die Ventralrinne des Wirbels, 2. ein medianer Einschnitt an der Dorsalseite des Wirbels für die Aufnahme des Hauptabschnittes der den Arm durchziehenden Fortsetzung der Leibeshöhle, 3. die aborale Partie der Umrandung der Füsschengrube.«

Die Armwirbel von Onychaster (vergl. Tafel VI, Fig. 6—20) stimmen mit den eben beschriebenen von Ophiarachna incrassata in den

Einzelheiten nicht ganz überein. Bei genauerem Vergleiche der beiden lassen sich jedoch auch bei Onychaster die charakteristischen Gelenkgruben und -Höcker wenigstens zum Teil ganz gut wiedererkennen. Im Umrisse sind die Wirbel von Onychaster etwa halbkreisförmig, mit der Rundung dorsalwärts gerichtet. Gleich denen der lebenden Ophiuren erscheinen sie verschieden im proximalen und distalen Teile der Arme. Letztere sind zylindrisch und schliessen überall dicht zusammen. Bei den proximalen ist ein solcher allseitiger fester Zusammenschluss nicht vorhanden. Die hinter einander folgenden Wirbel stossen hier nämlich nur mit ihrer mittleren Partie, welche die Gelenkgruben und -Höcker trägt, zusammen. Die Ränder ragen als Flügel seitlich und dorsal über die mittlere Partie vor. Dadurch bleibt zwischen je zwei Wirbeln hinreichend Raum für die Insertion der Zwischenwirbelmuskel frei. Diese Zwischenwirbelmuskel, von denen wir je zwei obere und je zwei untere unterscheiden, inserieren in je einem besonderen Felde, welches jederseits durch eine bei Ophiarachna incrassata schräg nach unten verlaufende Leiste (m) abgegrenzt wird. Diese Leiste ist auch auf den Wirbeln von Onychaster (Fig. 7, 8 m) vorhanden, tritt hier aber nicht so deutlich hervor. Sie ist durch die starke Entwicklung der zentralen Gelenkhöcker bezw. -Gruben sehr stark verkürzt und erscheint nur als stumpfe Kante zwischen einem oberen (c) und einem untereren (g) Insertionsfeld. Sie verläuft hier auch nicht schräg nach unten, sondern wenn man bei ihrem allmählichen Übergange in die übrige Oberfläche überhaupt eine Begrenzung feststellen kann, nahezu wagerecht oder etwas schräg nach oben. Letzteres scheint auf der aboralen (Fig. 7 m) Wirbelfläche der Fall zu sein. Die Wirbel von Onychaster bestehen wie die der lebenden Ophiuren aus zwei median verwachsenen Stücken, welche den Ambulacren der Asteriden entsprechen. Die Verwachsungsnaht der beiden Wirbelhälften tritt sowohl auf der aboralen wie adoralen Fläche sehr deutlich als mediane erhabene Leiste hervor. Betrachten wir zunächst einen Wirbel etwa aus der Armmitte von der aboralen Fläche. (Fig. 7.)

Die aborale Wirbelfläche ist namentlich ausgezeichnet durch das starke Hervortreten der medianen Leiste, der Verwachsungsnaht der beiden Wirbelhälften. Da wo diese beiden Wirbelhälften zusammenstossen, ist sowohl auf der ventralen wie auf der dorsalen Fläche ein deutlicher Einschnitt in dem sonst gleichmäfsigen Verlaufe der Aussenkante. Der obere Einschnitt entspricht dem gleichen auf der Dorsalfläche der

Wirbel von Ophiarachna incrassata und bezeichnet die dorsale Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme. Der ventrale Einschnitt entspricht ebenfalls dem gleichen von Ophiarachna incrassata, der hier das in bindegewebige Masse eingebettete radiäre Wassergefäss enthält. Wir dürfen deshalb auch mit vollem Recht annehmen, dass das radiäre Wassergefäss auch bei Onychaster in dem ventralen Ausschnitt der Armwirbel verlief. (Auf die bisherige falsche Darstellung der Lage des Wassergefässes kommen wir weiter unten zurück.) Von dem ventralen Ausschnitt des Wirbels verläuft die mediane Verwachsungsnaht nach dem dorsalen Einschnitt, anfangs nur als schmale, nach den Seiten ganz allmählich abfallende breite Leiste. Ehe sie den dorsalen Einschnitt erreicht, schwillt sie etwa im oberen Drittel des Wirbels ausserordentlich an und trägt hier verschiedene Gelenkhöcker und Gelenkgruben. Seitlich schliessen sich sehr starke, eigenartig gewundene Gelenkhöcker und entsprechende -Gruben an, die im Bogen nach dem ventralen abradialen Rande jeder Armwirbelhälfte verlaufen. Die am weitesten über die allgemeine Wirbelfläche vorragende Stelle der medianen Leiste trägt einen deutlichen, ziemlich kleinen Gelenkknopf (Fig. 11 t). Unterhalb davon, d. h. ventralwärts von diesem Gelenkknopf liegt eine schief viereckige oder ovale unpaare Grube (gr), die auf allen Wirbeln sehr deutlich zu sehen ist. Bisher verlegte man in diese Grube, die man für einen den Wirbel durchsetzenden Kanal hielt, stets das radiäre Wassergefäss. Diese Annahme ist aber nicht richtig. Die erwähnte, sowohl auf der aboralen wie adoralen Wirbelfläche sichtbare Grube (gr) ist nicht die Mündung eines die Wirbelsubstanz durchsetzenden Kanales, sondern nur eine seichte Vertiefung, die sich auch auf den Armwirbeln rezenter Ophiuren vorfindet (vergl. Fig. 3 b). Auffallend ist nur, dass bei Onychaster der unpaare Gelenkknopf nicht ventralwärts dieser Grube liegt wie bei Ophiarachna incrassata, sondern dorsalwärts davon gelegen ist. Ob sich hierfür auch unter den rezenten Ophiuren Beispiele finden lassen, entzieht sich mangels Materiales meiner Beurteilung, ebenso bin ich aus dem gleichen Grunde nicht imstande, die diesbezüglichen Verhältnisse bei lebenden Euryalen zu vergleichen, da mir nur distale Armstücke von Gorgonocephalus caryi Lyman zur Verfügung stehen, dessen Wirbel von denen von Onychaster vollkommen verschieden sind. Seitlich des vorher erwähnten unpaaren Gelenkknopfes liegen zwei grosse nach aussen gerundete etwa halbkreisförmige Wülste (a), welche vielleicht den oberen Gelenkhöckern (Fig. 3 a) entsprechen.

Zwischen ihnen und dem unpaaren Gelenkknopf liegen zwei Gelenkgruben (gr_1), die allseitig von einer erhabenen scharfen Kante begrenzt werden. Auch unterhalb dieser beiden Wülste zwischen ihnen und der medianen Leiste liegen zwei sehr tiefe und breite Gruben (gr_2), die den grössten Teil der Wirbelfläche einnehmen, medianwärts von der erhabenen Leiste, nach oben und aussen von dem geschwungenen Ausläufer der oberen Wülste begrenzt werden. Das Insertionsfeld des oberen (c) Zwischenwirbelmuskels ist bei Onychaster bedeutend kleiner als das des unteren (g), während es bei Ophiarachna incrassata gerade umgekehrt der Fall ist. Die stärkere Entwickelung des unteren Zwischenwirbelmuskels bei Onychaster bedingt auch die grosse Einrollungsfähigkeit der Arme.

Die adorale (Fig. 8) Fläche eines Wirbels von Onychaster zeigt ein einfacheres Bild. Die mediane Leiste tritt nicht so stark hervor wie auf der aboralen Fläche, dagegen sind die seitlich gelegenen bogenförmigen Wülste ganz ausserordentlich stark entwickelt und ragen mit ihrem unteren Ende noch über die ventrale Fläche des Wirbels vor, sodass sie hier jederseits einen deutlichen Vorsprung (s) bilden. Der obere Teil (a′) dieser Wülste, welche übrigens der Medianlinie näher liegen als die der aboralen Fläche, springt seitlich mit stärkerer Rundung vor und bildet so zwei Gelenkhöcker. Diese greifen medianwärts von den Wülsten der aboralen Fläche (Fig. 7 a′) in entsprechende Einbuchtungen oder Gruben derselben. Wenn die Wirbel also fest zusammenschliessen, sind diese Gelenkhöcker der adoralen Seite in der Seitenansicht nicht sichtbar, weil sie von den Wülsten der aboralen Fläche (a) seitlich überlagert werden. Oberhalb dieser Wülste liegen auf der adoralen Seite zwei senkrecht zum Radius verbreiterte, schmälere aber stark vortretende Gelenkhöcker (k_1). Diese oberen Gelenkhöcker greifen in die Gruben (Fig. 7 gr_1), und deren vorspringende ventrale Kante, welche von den Seitenwülsten nach der Medianlinie hinläuft, greift in die Zwischenräume zwischen k_1 und a′. Dem unpaaren Gelenkhöcker der aboralen Seite enspricht auf der adoralen eine entsprechende Grube (t′). Ventralwärts dieser Grube liegt wiederum die charakteristische schief viereckige Grube (gr), welche auch auf der Aboralfläche vorhanden war. Ausserhalb von a′ liegen die Gruben für die oberen Gelenkhöcker (a) der aboralen Fläche. Auf der adoralen Fläche tritt die Grenze zwischen dem Insertionsfeld des oberen und des unteren Zwischenwirbelmuskels noch weniger scharf hervor als auf der aboralen Fläche. Das Insertions-

feld des unteren Zwischenwirbelmuskels (g) scheint hier der Länge nach etwas kleiner als das des oberen (c'), ist aber bedeutend breiter und stärker vertieft. Wenn die Wirbel fest zusammenschliessen, treten in der Dorsalansicht (Fig. 10) nur die oberen Gelenkhöcker der adoralen (Fig. 10 k_1) Seite hervor, genau wie es auch bei Ophiarachna incrassata [1]) der Fall ist.

Die Seitenansicht (Fig. 12) des Wirbels zeigt deutlich das Klaffen der beiden (adoralen und aboralen) Endflächen, deren Ränder nur ventralwärts wieder zusammenlaufen. Etwa in der Mitte des Seitenrandes des Wirbels klaffen die beiden Endflächen am weitesten auseinander. Die Vorsprünge der Adoralseite gleichen denen von Ophiarachna incrassata (Fig. 4), nur entspricht dem des oberen medianen Gelenkhöckers k bei Ophiarachna der obere laterale Gelenkhöcker k_1 bei Onychaster. Die Vorsprünge der Aboralseite der Wirbel von Onychaster (Fig. 12) entsprechen dem oberen lateralen Gelenkhöcker von Ophiarachna (Fig. 4), während der hier hervortretende mediane Gelenkhöcker bei Onychaster durch das starke Hervortreten der Seitenhöcker (a) verdeckt wird. In der Seitenansicht sieht man deutlich den durch die Verlängerung der Seitenwülste entstandenen ventralen Vorsprung (s). Liegen mehrere Wirbel nebeneinander, so sieht man zwischen ihnen nur die oberen lateralen Höcker der Adoralseite, der Zwischenraum zwischen den Wirbeln wird durch die oberen und unteren Zwischenwirbelmuskeln ausgefüllt.

Die Ventralansicht der Armwirbel von Onychaster war bisher noch nicht bekannt. Dieselbe konnte jetzt an mehreren Wirbeln freigelegt werden. Die in Fig. 6 dargestellte Ventralansicht ist so orientiert, dass das aborale Ende nach oben, das adorale nach unten gerichtet ist, entsprechend der in Fig. 5 dargestellten Ventralseite von Ophiarachna. Die Armwirbel von Onychaster sind in der Ventralansicht sehr kurz, wodurch die Deutung der Gruben und Vorsprünge gegenüber den längeren von Ophiarachna wesentlich erschwert wird. Zunächst tritt die flügelartige Entwickelung der seitlichen sehr dünnen Partien deutlich hervor (dieselben sind in der Figur nicht ausgezeichnet). Auf deren Adoralfläche bemerkt man die Ausbuchtung der Grube (gr) des unteren Zwischenwirbelmuskels. Ebenso deutlich sind die Vorsprünge der verlängerten Seitenwülste (s) der Adoralfläche, die enger gestellt sind als

---

[1]) Ludwig, l. c. Tafel XXIV, Fig. 9.

die gleichfalls sehr deutlichen Vorsprünge der Aboralfläche und infolgedessen von letzteren umfasst werden. Die vorspringenden Wülste der Adoralfläche tragen auf ihrer Unterseite eine quer verlaufende Rinne (r), welche möglicherweise die Seitenzweige des ambulacralen Wassergefässes enthielt. Doch sind die Verhältnisse bei Onychaster mit denen bei Ophiarachna so schwierig in Einklang zu bringen, dass sich hier vorläufig nur eine Vermutung aussprechen lässt. Eine äussere grössere Grube (l. c. Fig. 5 l bei Ophiarachna) ist bei Onychaster nicht erkennbar. In der Medianlinie zeigten wie erwähnt die Wirbel einen tieferen Ausschnitt ihrer Ventralseite, sodass wir mit Recht in diesem ventralen Ausschnitt die Rinne für den radialen Stamm des Wassergefässes erblicken können, zumal dieselbe auch bei den lebenden Ophiuren sich an gleicher Stelle befindet. Bei Onychaster deuten jedoch keinerlei Anzeichen darauf hin, dass die Seitenzweige die Wirbelsubstanz durchbohrten. Wenn dieselben analog denen der lebenden Ophiuren aufstiegen, können sie nur zwischen je zwei Wirbeln gelegen haben, wo ja auch hinreichend Raum für sie frei blieb.

Die Adambulacra waren bisher von Onychaster noch nicht bekannt. Dieselben liessen sich an einem kleinen Individuum des Senckenbergschen Museums zu Frankfurt a. M. beobachten. Hier schloss sich an die untere (ventrale) Aussenseite des Armwirbels (Fig. 20) jederseits eine etwa halbkreisförmige Platte (a d) an, die sicherlich den Adambulacren der Asteriden bezw. den Seitenschildern der Ophiuriden entspricht. Ihre aborale Fläche ist ähnlich der der Armwirbel konkav vertieft, ihre adorale dagegen etwas gewölbt. Auf ihrem etwas gewellten Aussenrande tragen diese Platten einige, zwei bis drei, kurze, plumpe Stacheln (Fig. 18), zeigen auch darin ihre Übereinstimmung mit den Seitenschildern der Ophiuren. Die Adambulacren von Onychaster sind mit den Armwirbeln gelenkig verbunden. In der Regel sind sie deshalb auch mit jenen nicht mehr vereinigt, sondern liegen isoliert im Gestein oder sind ganz und gar verschwunden. Auffallend ist, dass sie nicht wie bei den lebenden Ophiuren von den Armwirbeln losgelöst an der Seite der Arme liegen, sondern noch mit den Wirbeln zusammenhängen und deren ventralem abradialen Rande angefügt sind.

Wie bei den lebenden Ophiuren, so liess sich auch bei Onychaster ein unpaares Bauchschild (Bs Fig. 20) nachweisen. Diese unpaaren, etwas unsymmetrischen Bauchplatten liegen genau in der Medianlinie der ventralen Armfläche und schliessen die sich an der Unterseite der Arm-

wirbel hinziehende Furche, welche das radiäre Wassergefäss enthält, nach aussen ab, wie es auch bei den lebenden Schlangensternen der Fall ist. Die unpaaren Ventralschilder von Onychaster besitzen, wie aus Fig. 9 ersichtlich, eine ganz besondere Gestalt. Ihr aborales, etwas verdicktes Ende ragt frei aus der Ventralfläche heraus und trägt etwa 4—5 kurze, plumpe Stacheln (Fig. 18), die in flachen Gruben inserieren und in der Regel noch auf der Ventralseite der Arme umherliegen und so die Ventralplatten verdecken. Das adorale, viel schmälere Ende der Bauchplatte wird jedesmal von der vorhergehenden Platte überlagert und ist nicht sichtbar.

Auf der dorsalen Fläche der Armwirbel liegen verschiedene Reihen Dorsalschilder, die einander, wie es den Anschein hat, überlagern. Ob dieselben den unpaaren Dorsalschildern der lebenden Ophiuren entsprechen oder davon völlig verschiedene Bildungen sind, liess sich vorläufig noch nicht ausmachen. An einem Exemplare liessen sich drei solcher dorsalen longitudinalen Plattenreihen beobachten. Auch schliessen sie so fest zusammen, dass ihre Trennungsfurchen überhaupt nicht aufzufinden sind. Ihre Aussenfläche ist oft etwas vertieft, woraus man schliessen kann, dass sie die auf anderen Armen massenhaft umherliegenden flachen runden Kalkkörperchen auf ihrer Aussenfläche trugen.

Das Mundskelett (Fig. 13—17) von Onychaster war bisher nur sehr ungenau und nur von der Dorsalseite bekannt. Seine übliche Darstellung als Rosette entspricht keinesfalls der Wirklichkeit und lässt sich auch in keiner Weise deuten. Auch an den vorliegenden Stücken war es nicht möglich, das Mundskelett gänzlich frei zu legen und in allen Teilen klarzustellen, da das einzige Exemplar, an dem es sich präparieren liess, gerade im zentralen Teile sehr verdrückt war und keinerlei Zusammenhang mehr besass. Immerhin liessen sich einige Mundeckstücke von verschiedenen Seiten freilegen, sodass die bisherigen Darstellungen doch einigermafsen verbessert werden können. Die Mundeckstücke setzen sich aus mehreren Stücken zusammen, die anscheinend alle unter einander sehr eng verbunden sind. An jedem Mundeckstück kann man deutlich zweierlei Skelettelemente unterscheiden. Die äusseren sind paarig entwickelt und zu je zweien im Inderradius vereinigt. Zu innerst, d. h. dem Peristom zugewandt, liegt eine unpaare, schmale Platte, welche jene beiden äusseren genau interradial zusammenhält. Ob dieselbe mit den beiden äusseren fest oder nur gelenkig verbunden ist, war nach dem geringen mir zu Gebote stehenden Materiale nicht

zu entscheiden. Sicher ist, dass die beiden äusseren Platten, welche sich von den ambulacralen bezw. adambulacralen Reihen ableiten, in ihrem distalen Teile nicht fest, sondern durch Muskeln mit einander vereinigt sind. Letztere inserieren in einer breiten, von Wülsten und entsprechenden Furchen bedeckten, interradial gelegenen Fläche (vergl. Fig. 14). In allen Mundeckstücken, die untersucht werden konnten, waren sie mit dem unpaaren proximalen Stücke fest vereinigt. Nach dem vorher Gesagten ist jedoch anzunehmen, dass ihre feste Vereinigung mit jenen nur scheinbar und durch die Umkristallisation des Kalkspates veranlasst war. Die äusseren paarigen Skelettstücke bestehen wiederum aus zwei Teilen, einer flachen, interradial gelegenen, von Wülsten und Furchen bedeckten Fläche, mit der je zwei Mundeckstücke interradial zusammenstossen, und einem in dorsoventraler Richtung gestreckten schmalen Vorsprung, der sich an die distal anstossenden Ambulacren anschliesst und entsprechende Vertiefungen zum Ansatz der verbindenden Längsmuskeln trägt. Die genauere Form des Mundskelettes ist aus den Figuren 13—17 ersichtlich.

Der Madreporit oder eine ihm entsprechende Platte war nicht nachweisbar.

Die Skulptur der Skelettplatten ist bereits teilweise bei Besprechung der einzelnen erwähnt worden. Gewöhnlich wird angegeben, dass Onychaster der Dorsalplatten ermangele und die Arme nur von einer sackartigen Haut umspannt gewesen seien, in der rundliche flache Kalkkörper gesteckt hätten. Diese Angabe ist keineswegs richtig. Die auf den Armen in der Regel zahlreich umherliegenden rundlichen Kalkplättchen steckten nicht lose in der Haut, sondern sassen, wie erwähnt, den darunter liegenden Skelettplatten auf. Die die Adambulacren und Ventralplatten bedeckenden Stacheln sind bereits vorher erwähnt worden. Auch die Mundeckstücke zeigen eine deutliche Skulptur an ihrer Aussenseite in Form von unregelmäfsigen Vertiefungen, in welchen wahrscheinlich ebenfalls Stacheln inserierten.

Zusammenfassung.

Zum Schlusse seien die in dieser Arbeit gewonnenen Resultate nochmals kurz zusammengefasst. Onychaster flexilis zeigt durch den Aufbau seiner Armwirbel deutlich seine Zugehörigkeit zu den echten Schlangensternen, den Ophiuroidea. Wie bei diesen, so sind auch bei Onychaster die Armwirbel aus zwei Hälften (= Ambulacren) entstanden,

die mit einander fest verwachsen sind. Im Gegensatz zu den lebenden Ophiuren ist die Verwachsungsnaht der beiden Wirbelhälften bei Onychaster stets sehr deutlich zu erkennen. Die den Adambulacren der Asteriden entsprechenden Skelettplatten sind noch nicht von den Armwirbeln völlig losgelöst und zu selbständigen Seitenschildern geworden, sondern noch mit jenen gelenkig verbunden und ihrem ventralen äusseren Rande angefügt. Auf ihrem etwas gewellten Aussenrande tragen sie einige wenige Stacheln. Die Armwirbel liegen nicht frei an der Aussenseite der Arme, sondern sind von anderen kleineren Platten bedeckt, die ihrerseits entsprechende flachere Kalkkörper tragen. Gesonderte grössere Dorsalschilder scheinen nicht vorhanden zu sein, da namentlich an dem grossen Berliner Exemplar die Armwirbel unmittelbar unter den kleinen flachen Dorsalplättchen lagen. Nur im distalen Teile der Arme liessen sich, wie erwähnt, einige Reihen anscheinend selbständiger Dorsalplättchen beobachten, die einander schuppig überlagerten, doch müssen diese Beobachtungen an besserem Materiale noch nachgeprüft werden. In der Medianlinie der Armwirbel liegt ventralwärts eine Reihe unpaarer Ventralplatten, die, mit Stacheln besetzt, die ventrale Radiärrinne für das Wassergefäss nach aussen überdecken. Die vom radiären Wassergefäss zu den Ambulacralfüsschen abgehenden Seitenzweige durchsetzen nicht wie bei lebenden Ophiuren die Substanz der Armwirbel, sondern liegen frei zwischen je zwei Armwirbel. Das Mundskelett besteht aus 5 interradial gelegenen Mundeckstücken. Jedes Mundeckstück setzt sich aus drei Elementen zusammen, deren beide äusseren zu einem Paare vereinigt sind.

Die systematische Stellung von Onychaster wurde nicht weiter diskutiert, da es vorläufig keinen Zweck hat, dieses Genus aus dem gänzlich unhaltbaren System herauszunehmen, zumal eine völlige Neubearbeitung des letzteren über kurz oder lang doch nötig wird (vergl. auch die Bemerkungen in der Beschreibung der nassauischen Seesterne. Jahrb. des Nass. Vereins für Naturkunde, Jahrg. 1909, Seite 20 f.).

Erklärungen zu Tafel VI.

Figur 1—5. **Ophiarachna incrassata M. u. Tr.** Armwirbel (nach Ludwig).

Figur 1. Dritter Armwirbel von der adoralen Seite.

Figur 2. Ein proximaler Armwirbel von der adoralen Seite.

Figur 3. Derselbe Wirbel von der aboralen Seite.

Figur 4. Zwei hinter einander folgende Wirbel des proximalen Armabschnittes, links adorale, rechts aborale Seite.

Figur 5. Dieselben beiden Wirbel von der Ventralseite. Die obere Seite = aboral, die untere = adoral.

a = oberer lateraler Gelenkfortsatz der aboralen Seite, a' = obere laterale Gelenkgrube der adoralen Seite, b = obere mediane Gelenkgrube der aboralen Seite, b' = obere mediane Gelenkgrube der adoralen Seite, c, c' = Flügelfortsatz des Wirbels, d = untere laterale Gelenkgrube der aboralen Seite, d' = unterer lateraler Gelenkfortsatz der adoralen Seite, e = Kanal zum Durchtritt des radiären Wassergefässes, e' = Öffnung zum Eintritt der Wassergefässzweige zum Füsschen, f = aboraler Fortsatz der Ventralseite des Wirbels, f' = untere mediane Gelenkgrube der adoralen Seite, g = Grube für den unteren Zwischenwirbelmuskel, h = Austritts-, i = Eintrittsstelle des Wassergefässzweiges zum Füsschen aus bezw. in den Wirbel, h' = Eintrittsstelle des Wassergefässzweiges für das Füsschen in den Wirbel, k = mediane Erhebung zwischen den oberen lateralen Gelenkgruben der adoralen Seite, l = Grube für die Insertion des Füsschens, m = Leiste zwischen dem Insertionsfeld des oberen und unteren Zwischenwirbelmuskels, n = Eintrittsstelle des Nervenzweiges für den oberen bezw. unteren Zwischenwirbelmuskel in den Wirbel, n' = Rinne für den Nervenzweig zum Füsschen, r = Rinne für das radiäre Wassergefäss (Ventralrinne der Armwirbel).

Figur 6—20. **Onychaster flexilis Meek und Woorthen.**

Figur 6. Ventralansicht zweier proximaler Armwirbel. Orientierung wie in Figur 5.

gr = Insertionsfeld des unteren Zwischenwirbelmuskels, r = quere Rinne (für die seitlich abgehenden Wassergefässzweige?), s = Vorsprung der lateralen Wülste der adoralen Seite.

Figur 7. Proximaler Armwirbel von der aboralen Seite.

a = lateraler oberer Gelenkhöcker, a' = Grube für den Wulst a' der adoralen Seite, c = Insertionsfeld des oberen, g = Insertionsfeld des unteren Zwischenwirbelmuskels, gr = mediane unpaare Grube, gr_1 = Gruben für die Höcker k_1 der adoralen Seite, gr_2 = grosse Gruben des zentralen Teiles der Wirbel, t = unpaarer medianer Gelenkknopf.

Figur 8. Proximaler Armwirbel von der adoralen Seite.

a' = seitlicher oberer Gelenkwulst, c' = Insertionsfeld des oberen, g = dasjenige des unteren Zwischenwirbelmuskels, gr = unpaare mediane Grube, m = Trennungsleiste zwischen dem Insertionsfelde des oberen und unteren Zwischenwirbelmuskels, t' = Grube für den oberen unpaaren Gelenkhöcker (t_1) der aboralen Seite, s = ventraler Vorsprung der Seitenwülste der adoralen Seite.

Figur 9. Ventralplatte, links von der Aussen = Ventralseite, in der Mitte im Längsschnitt, rechts von der Innen- [der den Armwirbeln zugewandten (dorsalen)] Seite.

Figur 10. Zwei hintereinander folgende Armwirbel von der adoralen Fläche gesehen. k = oberer lateraler Gelenkhöcker.

Figur 11. Medianer Längsschnitt eines Armwirbels (schemat.) die aborale Seite ist nach rechts, die adorale nach links gerichtet.

gr = mediane unpaare Grube der aboralen und adoralen Fläche, t = unpaarer medianer Gelenkknopf der aboralen Seite.

Figur 12. Seitenansicht eines proximalen Armwirbels, links = adorale, rechts = aborale Seite.

a = lateraler oberer Gelenkhöcker der aboralen Fläche, a' = lateraler unterer Gelenkhöcker der adoralen Seite, K_1 = lateraler oberer Gelenkhöcker der adoralen Seite, s = ventraler Vorsprung der Seitenwülste der adoralen Seite.

Figur 13. Mundeckstück von oben, von der Dorsalseite gesehen.

Figur 14. Interradiale Fläche der (vom Munde gesehen) linken distalen Hälfte eines Mundeckstückes.

Figur 15. Desgl. Seitenansicht.

Figur 16. Desgl. Artikulationsfläche mit dem anstossenden Armwirbel.

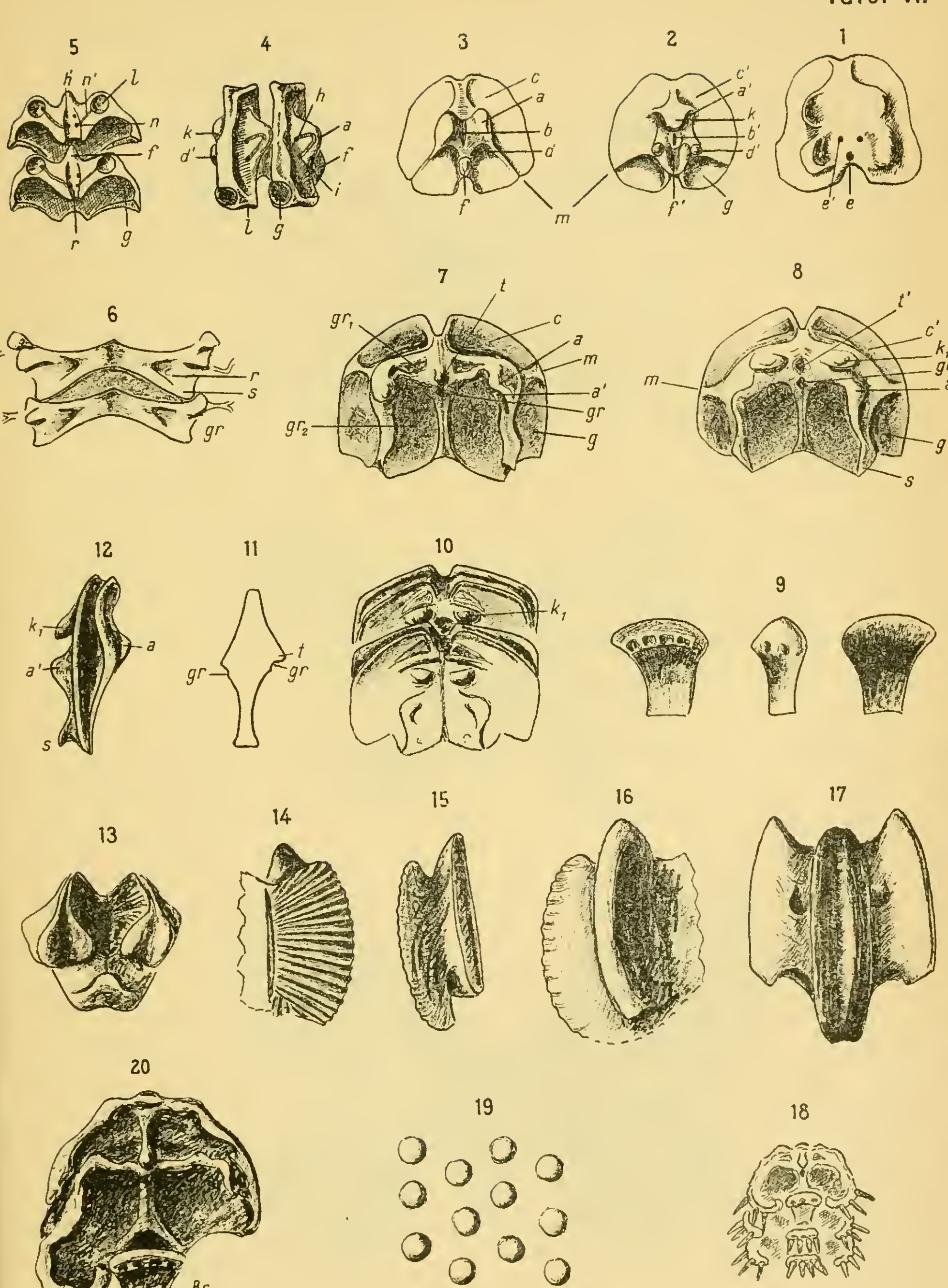
Figur 17. Mundeckstück vom Zentrum aus gesehen, die dorsale Seite ist nach oben gerichtet.

Figur 18. Ventralansicht mehrerer hintereinander folgender Armwirbel, die aborale Seite ist nach oben gerichtet.

Figur 19. Ansicht mehrerer die Armplatten bedeckenden kleinen flachen Kalkplättchen.

Figur 20. Proximaler Armwirbel mit ansitzendem Adambulacrum und Ventralplatte von der aboralen Seite.

Tafel VI.



Fr. Schöndorf gez.

Photolith. d. Lith. Anst. v. Bogdan Gisevius, Berlin W. Bülowstr. 66.